© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

Evolutionäre Paläoökologie mariner Lebensräume

M. Zuschin

Abstract: The acquisition of evolutionary novelties in the history of life enabled the invasion of new ecological niches. The subsequent adaptive radiations and diversifications (i.e., the generation and rapid spreading of new life habits) led to increasingly finer division of the adaptive zones. In the marine biosphere of the Phanerozoic Eon (i.e., the past 540 million years of earth history, which are well documented by fossils) this can be recognized in the succession of three major evolutionary faunas, in the distinctive pattern of changing vertical structure above and below the sediment-water interface (tiering), in the increasing displacement and mixing of sediment particles by benthic fauna (bioturbation), and in the Mesozoic escalation between predators and prey. These processes are not independent from each other, but are integrated and should be viewed against the background of an increasing food supply in the oceans of the Phanerozoic. Major interruptions in this dynamic development were caused by periodically recurring extinction events, particularly the five major mass extinctions in the history of life. These emptied the ecosystems and provided space for new adaptive radiations.

Key words: Macroevolution, history of life, evolutionary palaeoecology, diversity, predation, mass extinctions.

Deskriptive und evolutionäre Paläoökologie

Die Paläoökologie ist die Wissenschaft von den Wechselbeziehungen zwischen Organismen und ihrer Umwelt in der geologischen Vergangenheit. Seit ihrer Gründung im 19. Jahrhundert beschäftigt sie sich mit den Umweltansprüchen der fossilen Arten oder höherer taxonomischer Einheiten (etwa Gattungen, Familien oder Ordnungen), mit der Rekonstruktion von fossilen Lebensräumen und mit dem Artenreichtum und der Nahrungskette von Lebensgemeinschaften der Vorzeit (Dodd & Stanton 1990). Unterstützt wird dieser Wissenschaftszweig vor allem durch die sogenannte Aktuo-Paläontologie, also die Paläontologie des Rezenten, welche die historische Sicht der Paläoökologie um das naturwissenschaftliche Experiment erweitert. Eingebettet in die Rahmenbedingungen der Allgemeinen Geologie ist sie funktionell-morphologisch und ökologisch-ethologisch ausgerichtet, und mit den Worten von Wilhelm Schäfer (1962, p. 3) fehlt der Aktuo-Paläontologie jegliches phylogenetische Element. Für die deskriptive Paläoökologie lässt sich zumindest annähernd das Gleiche behaupten.

Im Gegensatz dazu geht es in der sogenannten evolutionären Paläoökologie um den ökologischen Kontext von Langzeitveränderungen in der Zusammensetzung des Fossilbefundes (Valentine 1973). Sie ist daher in engem Zusammenhang mit der Makroevolution zu sehen, jener Evolution, welche oberhalb des Art-Niveaus stattfindet (Jablonski et al. 1996, Allmon & Bottjer 2001). Durch makroevolutionäre Prozesse entstehen Taxa (also systematische Einheiten), welche in der Linnéschen Systematik vor allem als Familien, Ordnungen, Klassen oder Stämme zusammengefasst werden. Diese sogenannten höheren Taxa besiedeln typischerweise neue Anpassungszonen und sind häufig durch innovative anatomische oder physiologische Neubildungen gekennzeichnet (Mayr 2001). Als prominentes Beispiel darf die kambrische Radiation der marinen Metazoen (vielzellige Tiere) vor rund 540 Millionen Jahren ebenso gelten, wie die spätere Landnahme durch Pflanzen (Silur) und Tiere (Devon) oder die Besiedelung des Luftraumes durch Insekten (spätestens im Karbon), Flugsaurier (Trias), durch Vögel (Jura) und Fledermäuse (Eozän). Untrennbar mit diesen Schlüsselereignissen sind die Entwicklung schützender und stützender Skelette, physiologischer und anatomischer Präadaptationen und Anpassungen an das Leben an Land (etwa Schutz vor Austrocknung bei Pflanzen und Tieren, Beine bei Wirbeltieren) und die voneinander unabhängige Entwicklung von Flügeln bei verschiedenen terrestrischen Taxa verbunden.

Die evolutionären Faunen des marinen Phanerozoikums

Die Diversifikation der drei großen evolutionären Faunen des Phanerozoikums wurde durch eine statistische Analyse (Faktorenanalyse) des zeitlichen Auftre-

Denisia **20**, zugleich Kataloge der oberösterreichischen Landesmuseen Neue Serie **66** (2007): 139–148

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

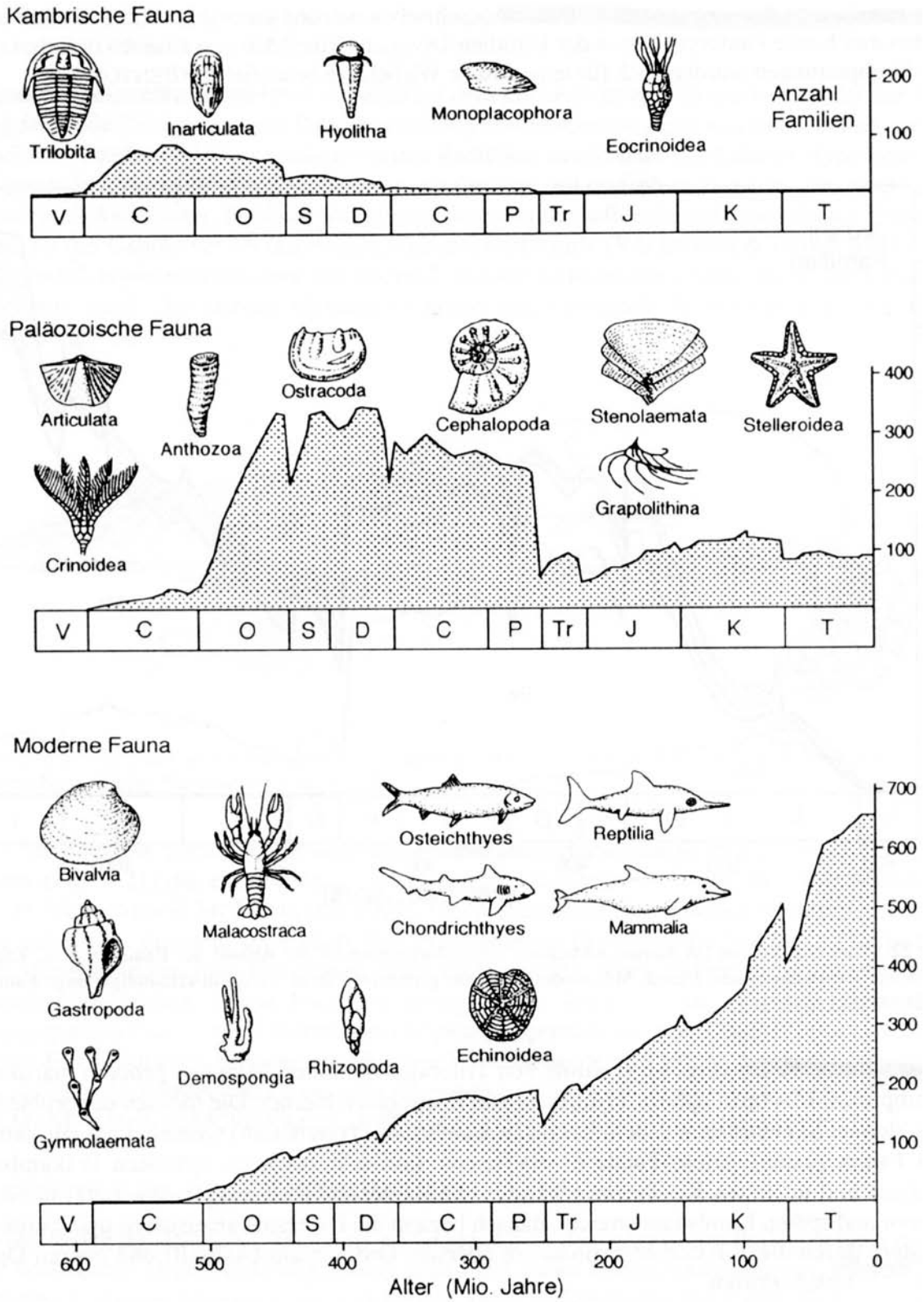


Abb. 1: Die drei evolutionären Faunen mariner Lebensräume mit charakteristischen Vertretern (aus ETTER 1994)

tens der Metazoenfamilien ermittelt (SEPKOSKI 1981). Die kambrische, paläozoische und moderne Fauna werden jeweils durch Familien repräsentiert, die in diesen Zeitabschnitten die höchste Diversität hatten (Abb. 1). Die Abfolge der drei evolutionären Faunen erfolgt aus der zunehmend geringeren anfänglichen Diversifikationsrate und den zunehmend höheren Plateaus der Diversität in den aufeinanderfolgenden Faunen. Die ökologischen Unterschiede zwischen den drei evolutionären Faunen zeigen, dass die taxonomischen Veränderungen mit ökologischen Umstrukturierungen einhergehen. Die kambrische Fauna ist das Resultat der bereits

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

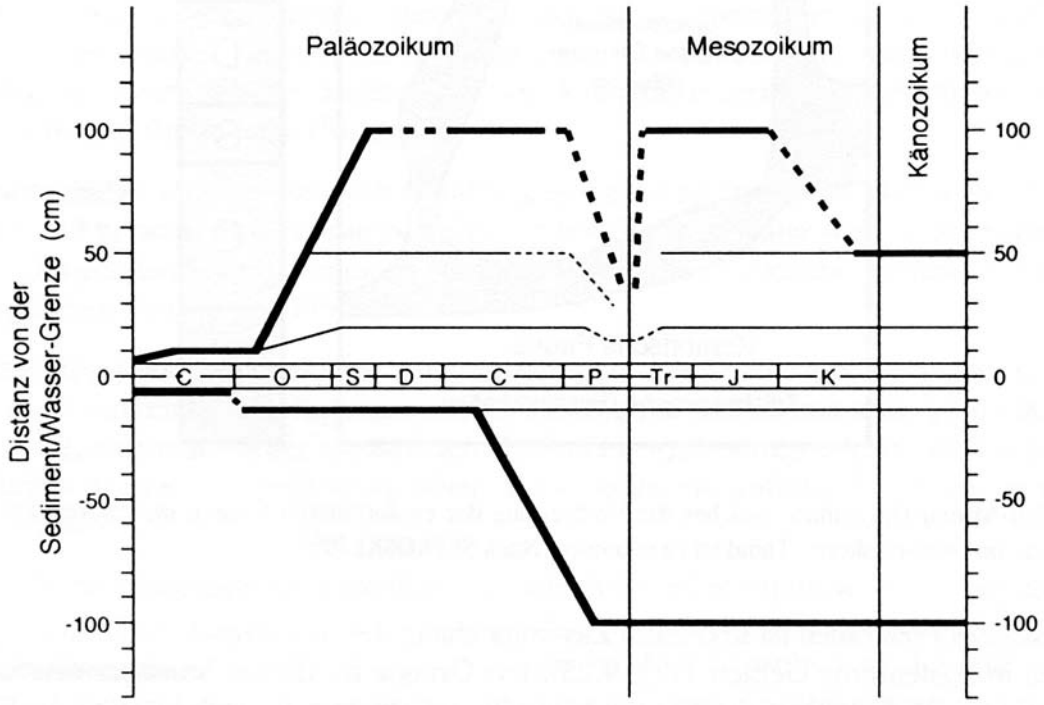


Abb. 2: Veränderungen im Stockwerkaufbau von marinen Weichbodengemeinschaften des Phanerozoikums. Dicke Linien repräsentieren höchstes und tiefstes Stockwerk, unterbrochene Linien geben vermutete Werte an (aus ETTER 1994).

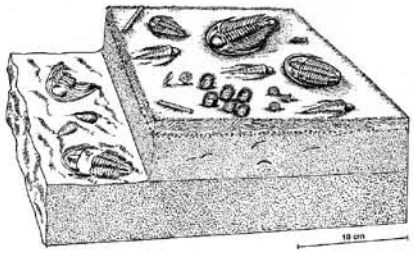
erwähnten kambrischen Radiation, in deren Zuge fast alle grundlegenden sogenannten Körperbaubläne der vielzelligen Organismen, manifestiert in den Stämmen des Tierreiches, entstanden sind (VALENTINE 2004). Ökologisch war die kambrische evolutionäre Fauna von sedentären oder kriechenden epifaunalen Sedimentfressern, Weidegängern und Suspensionsfressern dominiert. Die ordovizische Diversifikation brachte zwar kaum neue Baupläne, führte aber zu einer einzigartigen, später nie wieder erreichten Zunahme auf Familien-, Gattungs- und Artniveau und wurde von einer ebenso eindrucksvollen Zunahme in der Komplexität der marinen Ökosysteme begleitet (HARPER 2006). Die sogenannte paläozoische evolutionäre Fauna nimmt ihren Ausgang in der ordovizischen Radiation und zeigt eine ökologische Dominanz von epifaunalen Suspensionsfressern. Die moderne Fauna reicht mit ihren Wurzeln bis ins Kambrium zurück und zeigt eine nur relativ geringe Diversitätszunahme während der ordovizischen Radiation. Sie wird im Laufe des Silurs immer bedeutender und erfährt schließlich eine große Diversitätszunahme nach dem Massensterben am Ende des Paläozoikums (also des Erdaltertums). Sie zeigt eine große Vielfalt an Lebensweisen. Vertreter dieser evolutionären Fauna leben tief infaunal bis epifaunal, sind sedentär (festsitzend) bis nektonisch (freischwimmend) und weisen die ganze Bandbreite an Ernährungsweisen auf (insbesondere handelt es sich um Sedimentfresser, Weidegänger, Suspensionsfresser, Räuber und Parasiten).

Stockwerksbau und Diversität im Phanerozoikum

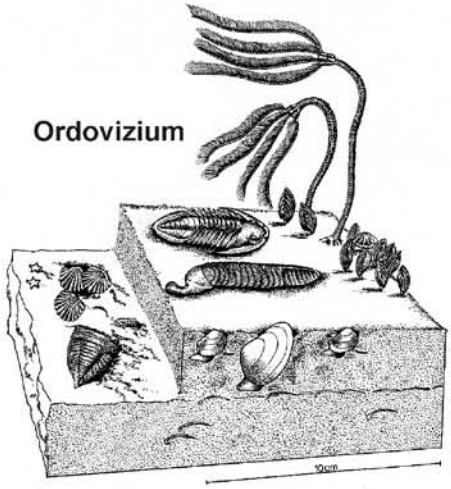
Die Zunahme des Artenreichtums in den marinen Ökosystemen des Phanerozoikums resultiert auch aus Veränderungen in der Organisation von Lebensgemeinschaften und ist in der Zunahme an Gilden, also funktionellen Gruppen mit ähnlichen Nahrungsansprüchen und Substratbeziehungen manifestiert (BAMBACH 1983). Somit steuert die ökologische Komplexität in gewissem Ausmaß die evolutionäre Diversifikation. Die vertikale räumliche Trennung in In- und Epifauna auf marinen Weichböden wird als Stockwerksbau (Tiering) bezeichnet und dient vor allem zur besseren Nutzung der ökologischen Ressourcen, insbesondere des partikulären organischen Materials, welches an der Sediment/Wasser – Grenzfläche konzentriert vorkommt (BOTTJER & AUSICH 1986). Dieser Stockwerksbau spiegelt für die Weichböden der flachen Schelfmeere eine interessante phanerozoische Geschichte zunehmender Komplexität wider und ist somit ein Beispiel für die Besiedelung neuer ökologischer Nischen im Zuge adaptiver Radiationen und deren immer feinere Aufteilung über evolutionäre Zeiträume (Abb. 2). Im Kambrium gab es nur eine geringfügige vertikale Differenzierung der Faunenvergesellschaftungen, denn es wurden nur wenige Zentimeter über und unter der Sediment/Wasser – Grenzfläche von den Organismen genutzt und damit auch nur ein geringer Anteil des potentiellen Lebensraumes (Abb. 3). Im Verlaufe des Ordoviziums wurden vor allem die epifaunalen Vergesellschaftungen komplexer und erreichten

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

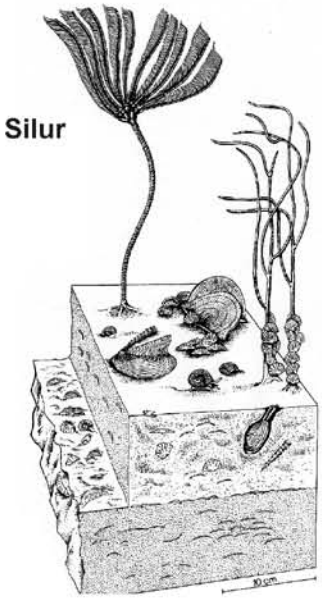
Abb. 3: Lebensbilder von marinen Weichbodengemeinschaften des Paläozoikums (Kambrium, Ordovizium, Silur), des Mesozoikums (Jura) und des Känozoikums (Neogen) (zusammengestellt und stark vereinfacht nach MacKerrow 1992).



Mit Dreilappern, Armfüssern und enigmatischen Weichtieren



Mit Seelilien, Dreilappern, Armfüssern und Muscheln



Mit Seelilien, Seetang, Armfüssern, Muscheln, Schnecken

Mit Kopffüssern, Seelilien, Armfüssern, Muscheln, Schnecken, Röhrenwürmern und Lebensspuren

Neogen

Mit Kabeljau, Muscheln, Schnecken, Seeigeln, Seepocken, Weichkorallen, Hornkorallen, Moostierchen, Schwämmen und Einsiedlerkrebsen

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

im Silur eine stabile Struktur mit einer Gesamthöhe von etwa 1m, wobei die höchsten Stockwerke von Seelilien eingenommen wurden (Abb. 3). Diese Struktur wurde, abgesehen von einer Unterbrechung an der Perm-Trias-Grenze, bis in die Kreidezeit beibehalten (Abb. 2). Ebenfalls im M-Paläozoikum begann die langsame Ausdehnung in Nischen des Pelagials (also des freien Wasserkörpers) und des Meeresbodens. Im Verlaufe der Kreidezeit verschwanden insbesondere die Crinoiden (Seelilien) aus den epifaunalen Vergesellschaftungen der Schelfmeere. Damit wurde für das Känozoikum (Erdneuzeit) die Struktur der Epifauna etwas vereinfacht und in ihrer maximalen Höhe auf 50 cm reduziert (Abb. 3). Der infaunale Stockwerksbau hat sich langsamer entwickelt als der epifaunale, ist aber dafür robuster gegenüber Störungen. Die maximale Tiefe von 1 m wurde erst im Karbon erreicht, blieb dafür aber über den gesamten weiteren Verlauf des Phanerozoikums erhalten und wurde durch eine fortschreitende Nischenaufteilung immer intensiver genutzt. Die Zunahme infaunaler Adaptationen ist ebenso wie die Zunahme räuberischer Lebensweisen ein typisches Merkmal der modernen, mesozoisch-känozoischen Fauna (BAMBACH 1983).

Der Einfluss von Raubdruck auf Evolution und Ökologie

Die zunehmende Infaunalisierung im Phanerozoikum und die Reduktion des epifaunalen Stockwerkbaus seit der Kreide kann als Folge des zunehmenden Raubdruckes im Phanerozoikum interpretiert werden. Raub ist eines der wichtigsten Werkzeuge der natürlichen Selektion (DARWIN 1859, DAWKINS 1995, VERMEIJ 1987) und verschiedene Typen von Spuren an fossilen Skeletten und Schalen sind indikativ für Räuber-Beute Interaktionen im Verlaufe der Geschichte des Lebens (VERMEIJ 1983, KOWALEWSKI & KELLEY 2002, KELLEY et al. 2003, ZUSCHIN et al. 2003). Dies soll am Beispiel durophager (schalenknackender und bohrender) Räuber verdeutlicht werden. Bohrspuren sind eindeutige Hinweise auf räuberische Tätigkeit, die quantitativ erfasst werden können. Die wichtigsten Verursacher von Bohrspuren an marinen wirbellosen Tieren sind räuberische Gastropoden, nämlich Nabelschnecken (Naticidae) und Stachelschnecken (Muricidae) (KOWALEWSKI & KELLEY 2002, KELLEY et al. 2003). Diese beiden Gruppen sind für einen Großteil der räuberischen Bohrspuren an Muscheln und Schnecken seit der Kreide verantwortlich (Abb. 4). Die Verursacher älterer Bohrspuren sind hingegen weitgehend unbekannt. Bis ins Karbon kennt man seltene bis moderat häufige Bohrspuren, bevorzugt an Armfüßern (Brachiopoden) und sessilen Stachelhäutern (Echinodermaten). Vom Perm bis in die Unterkreide sind Bohrspuren sehr selten, und bohrende Räuber haben die marinen benthischen Lebensgemeinschaften in dieser Zeit wahrscheinlich kaum beeinflusst. Seit der Oberkreide gibt es eine drastische Zunahme räuberischer Bohrspuren an den Schalen von Weichtieren (Mollusken) (Abb. 5) (KOWALEWSKI et al. 1998).

Bruchspuren sind leider keine eindeutigen Beweise für räuberische Tätigkeit, weil viele Räuber ihre Beute komplett zerbrechen, sodass nicht mehr als ein Haufen von indistinkten Fragmenten übrigbleibt; außerdem können auch durch Hochenergie-Ereignisse Schalen zerbrochen werden. Eine Zunahme von charakteristischen reparierten Schalen deutet aber ebenso auf zunehmenden Raubdruck hin, wie eine Zunahme jener Familien, welche auf eine durophage Ernährungsweiseweise, also das Aufbrechen oder Anbohren von schalentragender oder gepanzerter Beute spezialisiert ist (Abb. 6, 7) (VERMEIJ 1987). Schalenknackende Räuber gab es auch schon im Altpaläozoikum, aber die erste Radiation durophager Räuber setzt im Mitteldevon ein und umfasst unter den Fischen die Placodermi (Plattenhäuter) und Chondrichthyes (Knorpelfische) und unter den Arthropoda die Phyllocarida (Blattfußkrebse) und Eumalacostraca („höhere Krebse“) (SIGNOR & BRETT 1984). In der Trias besetzten Placodontier (Pflasterzahnechsen) und Kopffüßer (Cephalopoden) mit verkalkten Kieferapparaten diese ökologische Nische. Im Jura setzte schließlich eine rapide Diversifikation schalenbrechender Räuber ein, die bis ins Paläogen (=Alttertiär) andauerte. Im Zuge dieser Diversifikation entstanden moderne Krabben, Hummer, Fangschreckenkrebse, Rochen, heterodontide Haie, Vögel, Fischsaurier, Mosasaurier (Maas-Echsen) und moderne Knochenfische (VERMEIJ 1983, 1987). Damit sind dramatische morphologische Veränderungen an Beuteorganismen, aber auch Veränderungen im Ökosystem verbunden. Die morphologischen Veränderungen können sehr gut an Schneckenschalen demonstriert werden, wo eine zunehmend engere Aufrollung, das Verschwinden eines offenen Nabels, dickere Schalen, schmälere Mündungen und externe Skulpturen (vor allem Stacheln) geeignet sind, vor schalenknackenden Räubern zu schützen. Veränderungen im Ökosystem betreffen vor allem den Wechsel von Epifauna-dominierten Vergesellschaftungen des Paläozoikums zu Infauna-dominierten Vergesellschaftungen der Kreide und des Känozoikums (Abildung 2). Insbesondere jene Epifauna-Vergesellschaftungen, die von gestielten Seelilien, Armfüßern und Schlangensternen dominiert werden, verschwanden unter zunehmendem Raubdruck zugunsten von infaunalen Muscheln und irregulären Seeigeln (VERMEIJ 1987). Dieser Effekt wurde vermutlich durch die mit der Infaunalisierung einhergehende Instabilisierung der Sedimentböden („bulldozing“) verstärkt, welche zur Verdrängung der altertümlichen epifaunalen Suspensionsfresser-Gemeinschaften beitrug (THAYER 1983).

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

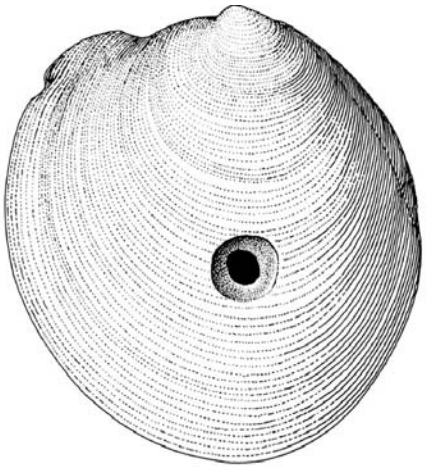


Abb. 4: Eine Muschel (*Dosinia*) vom Roten Meer mit räuberischer Bohrspur einer Nabelschnecke (aus ZUSCHIN et al. 2003).

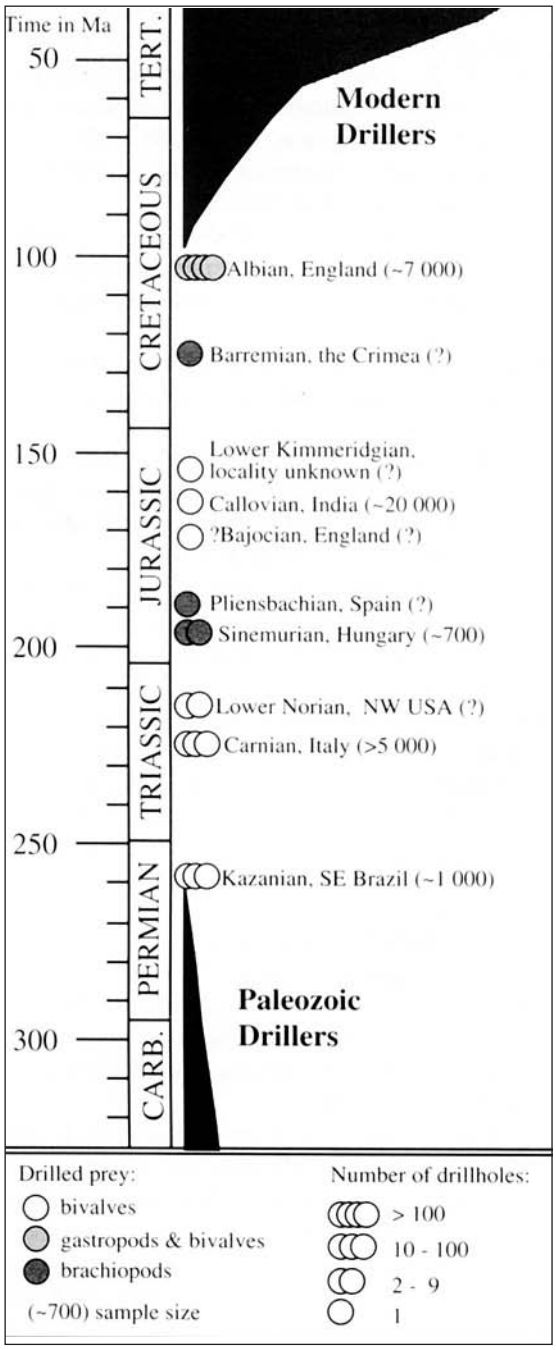


Abb. 5: Die stratigraphische Verteilung bebohrter Schalen vom Jungpaläozoikum bis heute (aus KOWALEWSKI et al. 1998).

Die Nahrungszufuhr in den Ozeanen des Phanerozoikums

Die Verfügbarkeit von Nahrung für Metazoen (vielzellige Tiere) in den Ozeanen hat im Verlaufe des Phanerozoikums durch vermehrte Nährstoffzufuhr und steigende Primärproduktion zugenommen (VERMEIJ 2004). Die steigende Primärproduktion ist durch die Diversifikation des Phytoplanktons belegt, welches im Paläozoikum (Erdaltertum) vor allem aus Acritarchen (algenartige, einzellige Mikrofossilien) bestand, während im Mesozoikum (Erdmittelalter) verschiedene, in den heutigen Meeren sehr wichtige Algen (Dinoflagellaten, Coccolithophoriden und Kieselalgen) immer bedeutender wurden (MARTIN 2003). Vermehrte Zufuhr von gelösten Nährstoffen erfolgt durch steigende Verwitterungsraten an Land (BAMBACH 1993) und vermehrte tektonische und vulkanische Aktivität (VERMEIJ 1995). Große Faunenwechsel im Devon und in der Kreide, insbesondere die Radiation räuberischer Organismen mit hoher Biomasse und hohen metabolischen Ansprüchen, legen eine Zunahme in der Produktivität der Ozeane in diesen Zeitabschnitten nahe (BAMBACH 1999). Auch die größere Dichte und Mächtigkeit von Schillakkumulationen mariner Wirbelloser (insbesondere von Armfüßern, Muscheln und Schnecken) im Verlaufe des Phanerozoikums wird mit der zunehmenden benthischen Produktivität in Verbindung gebracht (KIDWELL & BRENCHLEY 2004). Diese Veränderungen stimmen gut überein mit den Diversifikationen von Landpflanzen im Devon und in der Kreide, in deren Zuge demnach vermehrte Zufuhr von organischem Detritus (das sind organische Schwebstoffe in Gewässern, die von abgestorbenen Organismen stammen) und gelöstem organischem Material vom Land die küstennahe Produktiviät gesteigert hat. Huminsäuren und tiefere Wurzelbildungen steigern ebenfalls die Verwitterungsrate und verstärken die Zufuhr anorganischer Nährstoffe (BAMBACH 1999).

Massensterben und ihre Bedeutung für Evolution und Ökosysteme

Die Geschichte der Biosphäre im Allgemeinen und der marinen Lebensräume im Besonderen umfasst aus ökologischer Sicht nicht nur die Nutzung unbesiedelter Environments durch evolutionäre Innovationen, die Füllung dieser Regionen im Zuge periodischer Diversifikationen und adaptiver Radiationen, sondern auch das Entleeren einiger dieser Lebensräume in Zeiten von Massensterben (RAUP & SEPKOSKI 1982). Üblicherweise sterben Metazoenarten innerhalb von zehn Millionen Jahren nach ihrer Entstehung aus, und viele überleben weniger als eine Million Jahre. Aus der Lebensdauer fossiler Arten wird geschätzt, dass mehr als 99 %

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

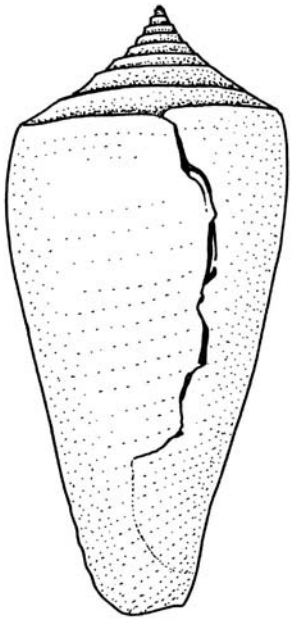


Abb. 6: Kegelschnecke mit verheilter Bruchspur, die vermutlich von der erfolglosen Attacke durch einen schalenknackenden Räuber stammt (aus ZUSCHIN et al. 2003).

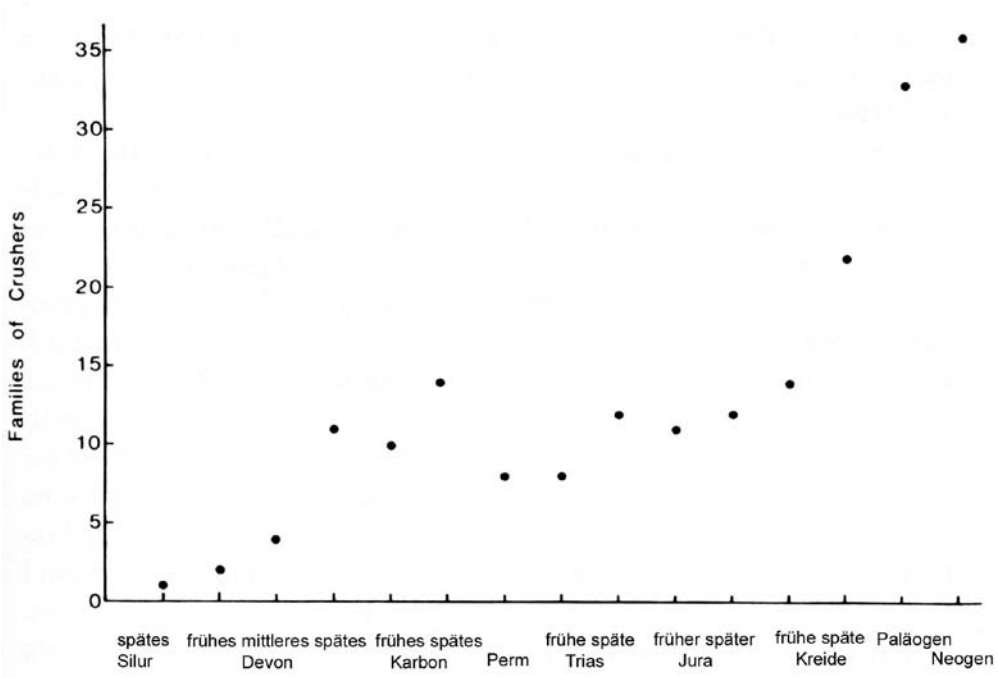


Abb. 7: Anzahl der Familien mariner schalenknackender Räuber (z. B. Seeskorpione, Krebse, Kopffüsser, Wirbeltiere) vom Silur bis heute (aus VERMEIJ 1987).

aller Arten, die jemals auf der Erde gelebt haben, jetzt ausgestorben sind. Während des normalen sogenannten Hintergrundaussterbens verschwinden, meist aufgrund biologischer Ursachen (vor allem Konkurrenz um Lebensraum und Futter), ständig biologische Arten und werden auf der Basis natürlicher Selektion von besser angepassten Arten ersetzt. Während vom Hintergrundaussterben nur einzelne Arten betroffen sind, werden bei Massensterben viele Arten und auch höhere systematische Einheiten in geologisch kurzen Zeiträumen ausgelöscht (RAUP 1991). Im Gegensatz zum Hintergrundaussterben werden die Ursachen für Massensterben meist in außergewöhnlich starken Störungen des Environments (Meeresspiegelschwankungen, Klimaveränderungen, Ozeanographische Veränderungen, Meteoriteneinschläge, Vulkanismus) gesucht (HALLAM 2004). Biologische Ursachen für Massensterben sind nicht auszuschließen, aber schwierig nachzuweisen (TAYLOR 2004). Es gibt im Mesozoikum (Erdmittelalter) und Känozoikum (Erdneuzeit) eine Periodizität von Auslöschungsgipfeln, welche in Abständen von rund 26 Millionen Jahren wiederkehren (RAUP & SEPKOSKI 1984). Obwohl diese Periodizität sehr umstritten ist, gilt als gesichert, dass die meisten größeren Aussterbeereignisse regionale Ökosysteme betrafen und weltweit gesehen etwa 15-40 % der marinen Arten vernichteten. Fünf Massensterben waren allerdings von globalem Ausmaß (jeweils am Ende des Ordoviziums, des Devons, des Perms, der Trias und der Kreide) und von großer phylogenetischer Bedeutung, da jeweils mindestens 79 % der Arten betroffen waren und zahlreiche höhere Taxa (Familien, Ordnungen) ausgelöscht wurden (Abb. 8) (JABLONSKI 1995). Das größte Massensterben war jenes am Ende des Perm, bei dem vermutlich 96 % aller Arten vernichtet wurden (RAUP 1991, BENTON 2003, ERWIN 2005).

Die taxonomischen und ökologischen Effekte von Massensterben sind aber nicht aneinander gekoppelt. So haben das Massensterben am Ende des Ordoviziums und am Ende des Devons zur Auslöschung von jeweils knapp über 20 % der Familien geführt, doch während das erstere ohne große ökologische Konsequenzen blieb, resultierte das letztere in einer großen Umstrukturierung der marinen Ökosysteme (DROSER et al. 2000). Auffällig ist auf jeden Fall, dass die Erholung von Massensterben nur langsam voranschreitet und es meist einige Millionen Jahre dauert, bis Ökosysteme wieder etabliert und ihre Nischen gefüllt sind (JABLONSKI 2004).

Massensterben haben aber nicht nur negative Effekte. Über geologische Zeiträume können sie die evolutionären Landschaften in kreativer Art und Weise, aufgrund des Niederganges dominanter und der daraus resultierenden adaptiven Möglichkeiten für überlebende Gruppen umformen (TAYLOR 2004). Sie stellen aber die evolutionäre Uhr niemals ganz zurück. Daher hat es im Anschluss an Massensterben auch nie die Etablierung neuer Baupläne gegeben, wie etwa im Zuge der kambri-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

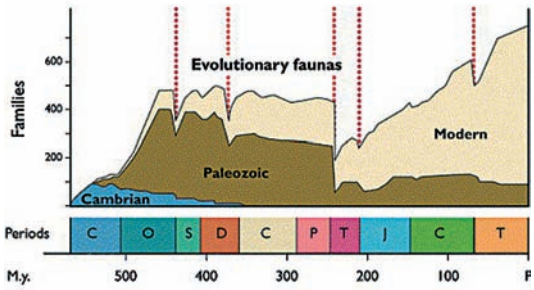


Abb. 8: Die fünf wichtigsten Massensterben und ihre Beziehung zu den drei evolutionären Faunen des Phanerozoikums (aus BRENCHLEY & HARPER 1998).

schen Radiation. Ein Grund dafür ist wahrscheinlich, dass auch nach Massensterben die überlebenden Taxa keine ökologisch leere Welt vorgefunden haben (JABLONSKI 2004).

Ob diese Massensterben nur bestehende evolutionäre Trends beschleunigen oder ob sie eine eigenständige Selektivität ausüben, gehört zu den großen Fragen der evolutionären Paläoökologie (RAUP 1991). In Bezug auf die drei großen evolutionären Faunen werden Massensterben vielfach als Faktoren gesehen, die den unvermeidlichen Wechsel von einer Fauna zur nächsten nur beschleunigt haben, die aber nicht für eine ökologische Umstrukturierung verantwortlich sind (SEPKOSKI 1984). So begann die Diversität der kambrischen Fauna bereits im oberen Kambrium zu sinken und dieser Trend wurde durch die Massensterben am Ende des Ordoviziums und am Ende des Devons nur verstärkt (Abb. 1, 8). Ganz ähnlich beginnt die langsame Diversitätsabnahme der paläozoischen Fauna bereits im O-Devon. Das Massensterben am Ende des Perms hat den Übergang zur modernen Fauna nur beschleunigt, indem 79 % der Familien der paläozoischen evolutionären Fauna ausgelöscht wurden, aber nur 27 % der Familien der modernen evolutionären Fauna (Abb. 1, 8). Ohne dieses Massensterben wäre demnach der gleiche Übergang nur etwas langsamer vonstatten gegangen. Konsequenterweise wurde die folgende kontinuierliche Diversitätszunahme der modernen Fauna durch das große Massensterben am Ende der Kreide nur kurzfristig unterbrochen (Abb. 1, 8). Eine gewisse Selektion durch Massensterben ist allerdings feststellbar. So haben große und weit verbreitete Populationen eine größere Chancen zu überleben als solche, die klein und geographisch isoliert sind. Ganz ähnlich haben jene Arten, welche von vorneherein unter Stressbedingungen leben können, tendenziell eher geringe Körpergrößen haben, aber hohe Fortpflanzungsraten aufweisen (sogenannte r-Strategen oder Generalisten) bessere Überlebenschancen als jene Arten, die stärker spezialisiert sind, engere ökologische Nischen haben, tendenziell größer sind und geringe Fortpflanzungsraten aufweisen (K-Strategen oder Spezialisten) (MCKINNEY 2001).

Zusammenfassung

Evolutionäre Innovationen ermöglichten in der Geschichte des Lebens die Besiedelung neuer ökologischer Nischen, die darauf folgenden adaptiven Radiationen und Diversifikationen (also die Entwicklungen neuer ökologischer Lebensformen und deren rasche Verbreitung) führten zur immer feineren Aufteilung der Anpassungszonen. In marinen Lebensräumen des Phanerozoikums (dabei handelt es sich um die letzten rund 540 Millionen Jahre der Erdgeschichte, welche durch Fossilbefunde gut belegt sind) wird dies ersichtlich an der Aufeinanderfolge von drei großen evolutionären Faunen, an der Veränderung der vertikalen Struktur benthischer (bodenlebender) mariner Faunen über und unter der Sediment/Wasser – Grenzfläche (Stockwerksbau), an der zunehmenden Durchwühlung und Durchmischung von Sedimenten durch Lebewesen (Bioturbation) und an der mesozoischen Eskalation zwischen Räubern und deren Beute. Diese Prozesse können nicht unabhängig voneinander betrachtet werden, sondern sind miteinander vernetzt und vor dem Hintergrund einer kontinuierlichen Steigerung der Nahrungszufuhr in den Ozeanen des Phanerozoikums zu sehen. Einschnitte in dieser dynamischen Entwicklung wurden durch periodisch wiederkehrende Aussterbeereignisse gesetzt, insbesondere die fünf großen Massensterben der Erdgeschichte, welche die Ökosysteme entleerten und Platz für neue adaptive Radiationen machten.

Danksagung

Ich danke Dr. Christian Baal und Mag. Hans Zuschin für die kritische Durchsicht des Manuskriptes.

Literatur

ALLMON W.D. & D.J. BOTTJER (eds) (2001): Evolutionary paleoecology. The ecological context of macroevolutionary change. — New York, Columbia University Press: 1-357.

BAMBACH R.K. (1983): Ecospace utilization and guilds in marine communities through the Phanerozoic. — In: TEVESZ J.S. & P. MCCALL (Eds), Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. New York and London, Plenum Press: 719-746.

BAMBACH R.K. (1993): Seafood through time: changes in biomass, energetics, and productivity in the marine ecosystem. — Paleobiology **19**: 372-397.

BAMBACH R.K. (1999): Energetics in the global marine fauna: A connection between terrestrial diversification and change in the marine biosphere. — Geobios **32**: 131-144.

BENTON M.J. (2003): When life nearly died. The greatest mass extinction of all time. — London, Thames and Hudson: 1-336.

BOTTJER D.J. & W.I. AUSICH (1986): Phanerozoic development of tiering in soft substrata suspension-feeding communities. — Paleobiology **12**: 400-420.

BRENCHLEY P.J. & D.A.T. HARPER (1998): Palaeoecology: ecosys-

© Biologiezentrum Linz, download unter www.biologiezentrum.at

tems, environments and evolution. — Chapman & Hall, London: 1-402.

DARWIN C. (1859): On the origin of species by means of natural selection, or the preservation of favoured races in the struggle for life. — London, John Murrey.

DAWKINS R. (1995): River out of eden: A Darwinian view of life. — New York, Basic.

DODD R.J. & R.J. STANTON Jr. (1981): Paleoecology, concepts and applications. — New York, John Wiley & Sons: 1-559.

DROSER M.L., BOTTJER D.J., SHEEHAN P.M. & G.J. Jr. MCGHEE (2000): Decoupling of taxonomic and ecologic severity of Phanerozoic marine mass extinctions. — Geology **26**: 675-678.

ERWIN D.H. (2006): Extinction: how life on earth nearly ended 250 million years ago. — Princeton, Princeton University Press: 1-264.

ETTER W. (1994): Paläoökologie. Eine methodische Einführung. — Birkhäuser, Basel: 1-294.

HALLAM A. (2004): Catastrophes and lesser calameties. — Oxford, Oxford University Press: 1-226.

HARPER D.A.T. (2006): The Ordovician biodiversification: Setting an agenda for marine life. — Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology **232**: 148-166.

JABLONSKI D. (1995): Extinctions in the fossil record. — In: LAWTON J.H. & R.M. MAY, Extinction rates. Oxford, Oxford University Press: 25-44.

JABLONSKI D., ERWIN D.H. & J.H. LIPPS (Eds) (1996): Evolutionary Paleobiology. — Chicago, University of Chicago Press: 1-484.

KELLEY P.H., KOWALEWSKI M. & T.A. HANSEN (Eds) (2003): Predator-Prey Interactions in the Fossil Record. — New York, Plenum Press/Kluwer: 1-464.

KIDWELL S.M. & P.J. BRENCHLEY (1994): Patterns in bioclastic accumulation through the Phanerozoic: changes in input or in destruction. — Geology **22**: 1139-1143.

KOWALEWSKI M., DULAI A. & F.T. FÜRSICH (1999): A fossil record full of holes: the Phanerozoic history of drilling predation. — Geology **26**: 1091-1094.

KOWALEWSKI M. & P.H. KELLEY (Eds) (2002): The Fossil Record of Predation: New Haven, CT, Paleontological Society, Yale Printing Service: 1-398.

MACKERROW W.S. (Ed.) (1992): Ökologie der Fossilien. Stuttgart, Franckh-Kosmos: 1-248.

MARTIN R.E. (2003): The fossil record of biodiversity: nutrients, productivity, habitat area and differential preservation. — Lethaia **36**: 179-194.

MAYR E. (2001): What evolution is. — New York, Basic Books: 1-336.

MCKINNEY M.L. (2001): Selectivity during extinctions. — In: BRIGGS D.E.G. & P.R. CROWTHER, Palaeobiology **I**. Oxford, Blackwell: 198-202.

RAUP D.M. (1991): Extinction: Bad genes or bad luck. — New York, Norton: 1-210.

RAUP D.M. & J.J. Jr. SEPKOSKI (1982): Mass extinctions in the marine fossil record. — Science **215**: 1501-1503.

RAUP D.M. & J.J. Jr. SEPKOSKI (1984): Periodicity of extinctions in the geological past. — Proceedings of the National Academy of Sciences **81**: 801-805.

SCHÄFER W. (1962): Aktuo-Paläontologie nach Studien in der Nordsee. — Frankfurt am Main, Waldemar Kramer: 1-666.

SEPKOSKI J.J. Jr. (1981): A factor analytic description of the Phanerozoic marine fossil record. — Paleobiology, **7**: 36-53.

SEPKOSKI , J.J. Jr. (1990): Evolutionary Faunas. — In: BRIGGS, D.E.G. & CROWTHER, P.R. (Eds), Palaeobiology: a Synthesis, Oxford, Blackwell Scientific Publications: 37-41.

TAYLOR P.D. (2004): Extinctions in the history of life. — Cambridge, Cambridge University Press: 1-191.

THAYER C.W. (1983): Sediment-mediated biological disturbance and the evolution of marine benthos. — In: TEVESZ M.J.S. & P.L. MCCALL. Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. New York, Plenum Press: 479-625.

VALENTINE J.W. (1973): Evolutionary Paleoecology of the marine biosphere. — Englewood Cliffs, NJ, Prentice-Hall.

VALENTINE J.W. (2004): On the origin of phyla. — Chicago and London, The University of Chicago: 1-614.

VERMEIJ G.J. (1983): Shell-breaking predation through time. — In: TEVESZ J.S. & P. MCCALL, Biotic interactions in recent and fossil benthic communities. New York and London, Plenum Press: 649-669.

VERMEIJ G.J. (1987): Evolution and escalation: an ecological history of life. — Princeton, Princeton University Press: 1-527.

VERMEIJ G.J. (1995): Economics, volcanoes, and Phanerozoic revolutions. — Paleobiology **21**: 125-152.

VERMEIJ G.J. (2004): Nature, an economic history. — Princeton, Princeton University Press: 1-445.

ZUSCHIN M., STACHOWITSCH M. & R.J. Jr. STANTON (2003): Patterns and processes of shell fragmentation in modern and ancient marine environments. — Earth-Science Reviews **63**: 33-82.

Anschrift des Verfassers:

Ao. Univ.-Prof. Dr. Martin ZUSCHIN
Department für Paläontologie
Universität Wien
Althanstrasse 14
1090 Wien
Austria
E-Mail: martin.zuschin@univie.ac.at